3 1761 04234401 5

Grüss, Johannes
Die Knospenschuppen der Coniferen und deren Anpassung an Standort und Klima

QK
495
C75G7

4

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

LIBRARY
UNIVERSITY OF TORONTO

LIBRARY
UNIVERSITY OF TORONTO

Die Knospenschuppen der Coniferen und deren Anpassung an Standort und Klima.

INAUGURAL-DISSERTATION,

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

VON DER PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT ZU BERLIN

GENEHMIGT

UND

ÖFFENTLICH ZU VERTEIDIGEN

AM 14. AUGUST 1885, 12 UHR

VON

JOHANNES GRÜSS

AUS BERLIN.

19443
31/10/11

OPPONENTEN:

RICHARD PROTZE, LEHRER

ADOLF WILMANS, CAND. MED.

HERMANN REBENSTORFF, CAND. RER. NAT.

BERLIN.

BUCHDRUCKEREI VON O. HAEBRINGER.

SW., ZIMMER STRASSE 97.

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

QK
495
C75G7

Seinem Lehrer

Herrn Ober-Lehrer Dr. Müllenhoff

hochachtungsvoll gewidmet

vom

Verfasser.

Die Knospenschuppen der Coniferen und deren Anpassung an Standort und Klima.

Während die Morphologie der Knospenschuppen, besonders die Beziehungen derselben zu den Laubblättern, das Interesse gar vieler Autoren in Anspruch nahm, trat die Frage nach den anatomischen Verhältnissen mehr und mehr in den Hintergrund. Die Anatomie der Knospendecken wurde von älteren Botanikern wenig oder garnicht behandelt. So erwähnt H. Schacht, der doch sonst in der Pflanzen-Anatomie sehr ausführlich ist, bei Gelegenheit der Entwickelungsgeschichte der Knospe: „dass der anatomische Bau der Knospenschuppen sehr einfach ist: sie bestehen, sagt er, aus Parenchym, dessen Wände sich mehr oder weniger verdicken. Ihre Oberhaut besitzt keine Spaltöffnungen; sie enthalten auch keine Nahrungsstoffe für die Pflanze, sondern scheinen einzig und allein zum Schutz des jungen Triebes vor äusseren schädlichen Einflüssen und zwar namentlich für die Kälte bestimmt zu sein".

Erst in neuerer Zeit fand dieser Gegenstand mehr Beachtung. Der erste, welcher in eingehender Weise den anatomischen Bau und die Entwickelungsgeschichte typischer Formen von Knospendecken untersuchte, war K. Mikosch. In seinen „Beiträgen zur Anatomie und Morphologie der Knospendecken dicotyler Holzgewächse" zeigte derselbe, dass sich in dem Bau der Knospentegmente doch recht auffallende Unterschiede be-

merkbar machen. Mikosch hat aber seine Aufmerksamkeit nur auf Dicotyledonen gerichtet; die Coniferen sind von ihm garnicht berücksichtigt worden.

Eine nähere Untersuchung der Knospenschuppen ist ferner von Göbel in seinen „Beiträgen zur Morphologie des Blattes“ gegeben worden. In dieser Abhandlung, welche in erster Linie die Lösung gewisser morphologischer Streitfragen bezweckt, werden die Coniferen nur beiläufig erwähnt. Der Autor unterwirft nur Pinus austriaca in Bezug auf die anatomischen Verhältnisse der Deckschuppen einer eingehenderen Untersuchung, welche er dann zu einem Vergleich mit dem anatomischen Bau der Nadeln benutzt.

In der vorliegenden Arbeit habe ich es versucht, eine ausführliche Beschreibung der Anatomie der Knospenschuppen von den Coniferen zu liefern, so weit es mir eben das zugängliche Material möglich machte. Die Zusammenstellung der anatomischen Ergebnisse liess nun noch verschiedene interessante Gesetzmässigkeiten erkennen. Bei der Ausbildung der Knospenschuppen sind nämlich gewisse äussere Factoren wenigstens indirect betheiligt. Wie wohl ohne weiteres ersichtlich ist, haben die Tegmente den Zweck, die innern, jungen Teile der Knospe gegen atmosphärische Einflüsse zu schützen, welche je nach dem Standort der Pflanze verschieden sind. Es ist daher a priori zu erwarten, dass sich gewisse Beziehungen zwischen diesen Schutzvorrichtungen einerseits, Standort resp. klimatischen Verhältnissen andrerseits werden auffinden lassen. Zur Lösung dieser Frage sind nun grade die Coniferen sehr geeignet; denn sie werden, ausgenommen in den eigentlichen Tropen, unter den verschiedensten Bedingungen des Klimas und des Bodens, fast überall auf der Erde angetroffen. Gegen den Südpol hin gehen sie soweit, als sich überhaupt die Kontinente mit ihren Inseln erstrecken. In der nördlichen Hemisphäre, in welcher sie mehr als irgend eine andere Pflanzenform die Physiognomie ungeheurer Landstrecken bestimmen, ziehen sie sich am weitesten nach Norden hinauf. Dabei lassen sich die einzelnen Unterabteilungen, so wie sie die Systematik begründet, ja selbst die einzelnen Gattungen und Arten in ihrer Verbreitung meistens durch scharfe Grenzlinien einschliessen, und somit tritt ihre Abhängigkeit von klimatischen Verhältnissen oft deutlich hervor.

Neben der Anatomie der Knospenschuppen musste auch, um die oben erwähnten Beziehungen näher zu beleuchten, auf die Entwickelungsgeschichte Rücksicht genommen werden, da auch diese, wenigstens zum Teil damit zusammenhängt.

Um nun eine Gesetzmässigkeit überhaupt nachzuweisen, ist es nötig, die Untersuchungen auf eine möglichst grosse Anzahl von Arten auszudehnen; die meinigen konnten sich auf folgende species erstrecken:

Rottannen:

Picea excelsa Lk. P. excelsa var. medioxima u. clanbrasiliana. P. orientalis Carr. P. obovata Ledeb. P. polita Carr. P. Menziesii Dougl. P. Engelmanni Engelm. P. nigra Lk. P. rubra Lk. P. alba Lk.

Weisstannen:

Abies alba Mill. (A. pectinata D. C.). A. nobilis Lindl. Ab. Fraseri Lindl. A. concolor Lindl. A. firma Sieb. et Zucc. A. sibirica Ledeb. A. Webbiana Lindl. A. cephalonica Loud. A. Nordmanniana Spach.

Tsuga Douglasii Carr. Ts. canadensis Carr.

Kiefern:

Pinus sylvestris L. P. laricio Host. P. mughus Hänke. P. pinea L. P. pinaster Sol. P. halepensis Mill. P. Paroliniana Webb. P. cembra L. P. excelsa Wall. P. strobus L. P. insignis Dougl. P. Bungeana Zucc. P. rigida Mill. P. serotina Mich. P. taeda L. P. Jeffreyi Murr. P. sabiniana Dougl. P. Gerardiana Wall. P. canariensis Smith. P. madeirensis Tenore.

Gingko Biloba L.

Dammara laurifolia Lindl.

Cedrus Libani L. C. Deodara Loud.

Larix europaea L. L. sibirica Ledeb.

Sciadopitys verticillata Sieb. et Zucc.

Podocarpus salicifolia Kl. et K. P. coreana Sieb. P. chilina Rich. P. tarifolia. P. chinensis Wall. P. macrophylla Don. P. laeta Hoibr.

Torreya grandis Fortune. T. nucifera Sieb. et Zucc.

Taxus baccata L. Sequoia sempervirens Endl. Promnopitys elegans.

Cephalotaxus drupacea Sieb. et Zucc. C. Fortunei Hook.

Cunninghamia sinensis RBr. Araucaria Bidwilli Hook.

Die Rot- und Weisstannen.

Picea excelsa Lk.

Unsere Fichte ist bekanntlich dadurch ausgezeichnet, dass ihre fast vierkantigen Nadeln einzeln am Spross sitzen. Am

Ende desselben haben die sich der Gipfelknospe anlegenden Nadeln gewöhnlich nicht mehr ihre normale Form: sie sind kleiner und werden etwas gekrümmt. Damit steht auch in Beziehung, dass die eine Kante der Nadel, welche auf der Blattoberseite liegt, verschwindet, so dass eine fast dreiseitige Form gebildet wird. Weiterhin werden die nachfolgenden Blattorgane, die also immer noch derselben Sprossaxe angehören, sobald sie sich vom Vegetationspunkt abgehoben haben, zu Schuppen und nicht mehr zu Nadeln ausgebildet.

In ihrer ersten Anlage sind die beiderlei Blattgebilde durchaus übereinstimmend: sie entstehen als Protuberanzen unterhalb des Vegetationspunktes, und erst in einem späteren Stadium treten die Verschiedenheiten zwischen der Nadel und derSchuppe auf. Der Blattgrund der letzteren wächst mehr in die Breite. Bei den inneren Tegmenten biegt sich ausserdem der obere Teil um, so dass der Vegetationskegel haubenartig bedeckt wird. Schliesslich hört die Ausbildung der Vorsprünge zu Schuppen auf, und obgleich noch zahlreiche Höcker auf dem Vegetationskegel angelegt werden, unterbleibt doch die weitere Entwicklung derselben; erst im nächsten Jahre beginnt ihr Wachstum von neuem, sie bilden sich dann zu Nadeln aus.

Anfangs bestehen die Schuppen nur aus meristematischem Gewebe, in welchem noch keinerlei Differenzierungen zu bemerken sind. Bald aber treten in den Zellen der Oberhaut auf der Schuppen-Unterseite Veränderungen auf. Das Plasma der Zelle nimmt eine körnige Beschaffenheit an und färbt sich etwas gelblich. Gleichzeitig damit erfolgt eine Verdickung der Aussenwand, während die Innenwand erst später etwas stärker wird. Die Seitenwände verdicken sich derart, dass die Verdickung der Aussenwand keilförmig auf sie übergeht und allmählig verläuft, oft noch die untere Partie der Wand frei lassend. Die Stelle der Sprossaxe, an welcher die vollständig ausgebildeten Schuppen inseriert sind, zeigt noch ein eigentümliches Wachstum; sie wuchert napfartig hervor, so dass die Spitze der Sprossaxe, welche den jungen Trieb für das nächste Jahr darstellt, eingesenkt erscheint. Diese Erhebung enthält paren-

chymatische Zellen, zwischen denen sich zahlreiche, mit Luft erfüllte Intercellular-Räume befinden. Einzelne Blattspuren, welche sich von dem Gefässring des Stammes abzweigen, verlaufen in diesen Zellenkomplex und erreichen bisweilen die äussersten Schuppen der Knospe. In diejenigen aber, welche auf dem oberen Teil jenes Ringwalles stehen, sowie in die innersten Tegmente der Knospe gelangen keine Gefässbündel. Sind die Organe erst ausgebildet, so ist natürlich eine Verwandlung von Schuppe in Nadel nicht mehr möglich; doch kann im meristematischen Zustande, wenn die Zellen noch wachstumfähig sind, bisweilen — als Abnormität — eine Aenderung des gewöhnlichen Entwicklungsganges stattfinden. Bei günstiger Nahrungszufuhr, besonders wenn im Herbst noch grosse Hitze eintritt, erstarken zuweilen die innern, noch nicht ausgewachsenen Schuppen, erhalten Chlorophyll und bilden sich zu Blattorganen aus, welche zwischen Nadel und Schuppe die Mitte halten. Ganz im Innern der Knospe werden aber immer noch echte Schuppen erzeugt, so dass auf einen Kreis äusserer, schuppiger Elemente eine Zone mit ergrünten „Schuppennadeln" folgt; diesen schliessen sich nun jüngere Organe an, welche wieder wie die äussersten zu Tegmenten werden. Die Abgrenzung der einzelnen Abteilungen ist keine scharfe, sondern diese gehen allmählig in einander über.

Wird eine Seitenknospe angelegt, so entsteht in der Axel einer Nadel ein Vegetationspunkt, dessen ersten Producte immer die Schuppen sind; der weitere Verlauf ist derselbe, wie bei den endständigen Knospen.

Wie uns die Entwicklungsgeschichte zeigt, ist der Uebergang von Nadel zu Schuppe ein allmähliger, indem Zwischenformen auftreten, welche mehr dreikantig und schliesslich abgeflacht sind. Die anatomische Untersuchung bietet nun das Interessante, dass sich mit der äusseren Gestalt auch der innere Bau ändert. Wir finden zunächst die Eigentümlichkeit, dass die Bastelemente unter der Epidermis in grösserer Anzahl vorhanden sind als wie bei der normal ausgebildeten Nadel. In den Uebergangsformen nämlich ist der subepidermale Bast-

beleg nur an der Stelle unterbrochen, welche den wenigen Spaltöffnungen entspricht, die auf der Blattoberseite in 2 Reihen angeordnet sind. Die gewöhnliche Nadel dagegen enthält vier, sich auf die eingebuchteten Seiten verteilende Unterbrechungen mit entsprechender Vermehrung der Spaltöffnungen. Wir sehen ferner, dass grade unter der Kante, welche nach aussen gerichtet ist, die Bastzellen in grösserer Anzahl auftreten. Sie sind wie gewöhnlich langgestreckt, laufen spitz zu und sind in einander eingekeilt. Die Wandung, welche deutlich geschichtet ist, zeigt Poren, welche sich an ihrer Einmündung in das Lumen etwas verbreitern. Wenn man weiter die Epidermis einer normal ausgebildeten Nadel mit derjenigen einer Zwischenform vergleicht, so bemerkt man bei der letzteren eine Tendenz, ihre Zellen zu vergrössern.

Anders aber verhält es sich mit dem hypodermalen Gewebe und dem centralen Gefässstrang. Sowohl das Xylem als auch das Phloem hat in der „Schuppennadel", wie man dieses Blattgebilde nennen könnte, eine Verminderung erfahren. Ersteres ist in der Nadel aus c. 12 und mehr Reihen von Tracheiden, in unserer Uebergangsform aus kaum halb so viel zusammengesetzt. In demselben Masse sind Phloem und Grund-Parenchym, welche hier die scharfe Scheidung vermissen lassen, eine Reduction eingegangen. Nicht nur der Inhalt der Parenchymzellen hat sich verändert, sondern auch ihre Anzahl hat abgenommen; sie enthalten bedeutend weniger Chlorophyll als die entsprechenden Zellen der Nadel. Damit steht auch das vereinzelte Vorkommen der Spaltöffnungen in Verbindung.

Die in dem Parenchym verlaufenden Harzgänge sind nach dem Rande hingerückt, sonst aber ebenso gebaut wie diejenigen der Nadel.

Auf diese Blattorgane folgen andere, welche eine fast ununterbrochene Reihe von Abstufungen erkennen lassen und die noch mehr von dem morphologischen und anatomischen Bau der Nadelform abweichen. Sie werden nach und nach breiter, verlieren schliesslich ihre grüne Färbung und hüllen dann den Vegetationskegel als Tegmente ein.

Die äussersten Schuppen der Knospe erinnern oft noch dadurch an die Nadel, dass sie einen kleinen Rest vom Gefässbündel enthalten, welcher aus einigen wenigen Tracheiden besteht. Der Phloem-Teil ist wenig entwickelt und von dem angrenzenden Grund-Parenchym nicht scharf abgegrenzt. Das Chlorophyll in den Parenchymzellen fehlt, auch schon vor ihrer, früh eintretenden Verkorkung. Ebenso haben sich in der Oberhaut die wenigen Spaltöffnungen verloren, die noch in den Uebergangsformen vorkamen. Endlich ermangeln die innern Knospenschuppen auch noch des rudimentären Gefässbündels.

Harzgänge scheinen zu fehlen.

Im Gegensatz zu den Gefässen hat sich die Epidermis in geeigneter Weise ausgebildet. (S. Fig. 2.) Waren schon in den Uebergangsformen die Zellen der Oberhaut im Vergleich mit denen der Nadel grösser und stärker, so ist dies noch mehr der Fall bei den eigentlichen Deckschuppen. Die unteren Epidermiszellen (in der Fig. die oberen) fallen sofort durch die starke, mechanische Verdickung ihrer Aussenwandungen in die Augen, welche sich (s. oben) keilförmig auf die radialen Querwände überträgt. Da nun die Zellen sehr schmal sind, stossen die verdickten Radialwände zusammen, so dass nur ein sehr geringes Lumen am inneren Ende der Zelle übrig bleibt. Diese Zellen sind etwa 6 mal so lang wie breit, mit graden oder schiefen Querwänden. Die Wandung, welche eine geschichtete Structur hat, ist mit spaltenförmigen Poren durchsetzt, die quergestellt sind und an ihrer Einmündung etwas breiter werden. Bisweilen sind auch die subepidermalen Zellen sklerenchymatisch verstärkt, besonders in der Mitte der Unterseite, wo sie unter der Epidermis gleichsam eine Rippe bilden, welche die ganze Schuppe durchläuft. Das zartwandige Parenchym verkorkt sehr früh, wobei sich die Membranen bräunen und wellig gefaltet werden.

Die obere Epidermis bleibt in der Ausbildung der Wandstärke hinter der Epidermis der Blattunterseite weit zurück; sie besteht gewöhnlich aus Zellen mit zarten, garnicht verdickten Membranen, welche auch sehr früh verkorken. Die

subepidermalen Zellen richten sich hier, auf der Blattoberseite, nach den Zellen der Oberhaut: sie sind ebenfalls dünnwandig. Während also in den Uebergangsformen die ganze Epidermis nach innen zu mit Bastelementen bekleidet ist, beschränkt sich diese Bastschicht in den Schuppen höchstens auf die Blattunterseite, wo auch die Epidermiszellen sklerenchymatisch verstärkt werden.

Die innersten Tegmente haben auch im ausgewachsenen Stadium eine schwächere Oberhaut, auf der Blattunterseite.

In diesen anatomischen Verhältnissen ist es deutlich ausgesprochen, dass die Schuppen den inneren Teilen der Knospe Schutz gewähren sollen; dagegen ist in ihnen das ernährungsphysiologische Moment ganz zurückgetreten, indem ausgebildete Gefässbündel, das Chlorophyll und die Spaltöffnungen fehlen. Bei der normal gebauten Nadel aber müssen diese Gebilde vollkommen entwickelt werden, weil in dem Laubblatt die Ernährung in den Vordergrund tritt.

Dieser ausführlichen, anatomischen Schilderung der Schuppen von Picea excelsa Lk sei nun die Beschreibung der Knospendecken anderer species angereiht. Bei der grossen Uebereinstimmung kann die Darstellung sich nur darauf beschränken, die Eigentümlichkeiten bei den einzelnen Arten hervorzuheben.

Von Varietäten unserer Fichten seien erwähnt:

P. excelsa var. medioxima, welche ganz dieselben Verhältnisse zeigt, wie die bei uns vorkommende Art; nur haben die subepidermalen Zellen der Unterseite eine stärkere Wandverdickung aufzuweisen.

P. excelsa var. clanbrasiliana Lodd. Der junge Trieb wird in der Jugend von wenigen häutigen Schuppen eingeschlossen. Die unteren Epidermiszellen derselben sind im Verhältniss zu denjenigen unserer Fichte sehr klein und im Querschnitt mehr rundlich; auch zeigen sie nur eine geringe Wandverdickung. Die subepidermalen Zellen sind zartwandig.

Picea orientalis Carr. Die äusseren Epidermiszellen (der Unterseite) sind etwa ein Drittel so stark und gross wie die-

jenigen unserer P. excelsa; auch die Anzahl der Schuppen ist nur eine geringe. (Fig. 3.)

Picea obovata Ledeb ist dadurch bemerkenswert, dass sich die mechanisch verstärkten Epidermiszellhäute durch ihre Härte auszeichnen. Ihre Leistungsfähigkeit wird noch durch 4—5 Lagen subepidermaler Sklerenchymzellen vergrössert, so dass fast das ganze Parenchym aus Zellen mit stark verdickter Membran besteht. (Fig. 1.)

Picea polita Carr. bietet ganz ähnliche Verhältnisse dar.

Picea alba Lk. Die anatomische Structur der Deckschuppen bringt wesentlich nichts Neues. Die Epidermiszellen sind zwar etwas kleiner als wie bei P. excelsa, aber eine erhöhte Anzahl der subepidermalen Sklerenchymzellen, sowie eine beträchtliche Vermehrung der Tegmente zeigen an, dass die Knospe stark geschützt ist. Auch die inneren Schuppen, welche sonst eine schwächere Zellwandstärke aufweisen, besitzen noch ziemlich starkwandige Zellen.

Picea rubra Lk und Picea Engelmanni Engelm. verhalten sich ebenso, nur treten die subepidermalen Zellwandverdickungen nicht in dem Masse auf als wie bei P. alba.

Picea Menziesii Carr. und Picea nigra Lk besitzen in ihren Schuppen noch schwächer gebaute Epidermiszellen. Sie gleichen hierin der orientalischen Fichte, von der sie sich indessen dadurch unterscheiden, dass bei ihnen die Anzahl der Schuppen eine grössere ist, besonders bei P. nigra, wo dies recht deutlich hervortritt.

Hinsichtlich der Entwicklungsgeschichte schliessen sich den Rottannen die Weisstannen an. Von jenen unterscheiden sie sich ganz allgemein dadurch, dass ihre Knospendecke aus einer viel geringeren Anzahl Schuppen zusammengesetzt ist. Die subepidermalen Zellen der Tegmente sind selten sklerenchymatisch verstärkt. Das Parenchym der äusseren Schuppen verkorkt sehr früh, wobei aber die Membranen nicht in der Weise zusammenschrumpfen, wie dies bei den Fichten gewöhnlich geschieht. Die noch nicht verkorkten Parenchymzellen enthalten Chlorophyll. Eine weitere Eigentümlichkeit ist

die, dass die Knospe häufig Harz absondert, wodurch dann die Schuppen mit einander verklebt werden. In der Regel sind zwei Harzgänge in jeder Schuppe vorhanden, welche je einer rechts und links von der Mediane verlaufen.

Abies alba Mill. (Ab. pectinata De C.) Die Epidermiszellen der Schuppenunterseite zeichnen sich dadurch aus, dass die Verdickung der Aussenwand sich nicht keilförmig auf die Seitenwände überträgt, sondern diese wie die Innenwand bleiben dünn. (Fig. 6.)

Abies firma Sieb et Zucc. Die Knospenschuppen treten in erhöhter Anzahl auf. Die epidermale Zellwandverdickung erreicht einen weit höheren Grad als wie bei Ab. alba.

Abies concolor Lindl. Die Wandverdickung der Epidermiszellen erstreckt sich in geringerem Masse auch auf die Innenwände und auf die angrenzenden Membranen der subepidermalen Zellen. (Fig. 5.)

Abies Nordmanniana Spach und Abies Cephalonica Loud gleichen hinsichtlich des Baues ihrer Knospenschuppen der Ab. alba; nur findet man bei ihnen oft Epidermiszellen, welche auch ihre Seiten- und Innenwände verstärken.

Abies Webbiana Lindl. zeigt sehr schwache epidermale Wandverdickungen.

Abies Fraseri Lindl. Die Membranen der Epidermiszellen verdicken sich wenig oder garnicht. Dagegen ist die Oberhaut auf der Unterseite der äusseren Schuppen von einer etwas stärkeren Caticula bedeckt, die sonst bei den vorigen Arten sehr zart und dünn bleibt.

Wie Abies Fraseri verhalten sich auch:

Abies sibirica Ledeb. (Fig. 4.) und Abies nobilis Lindl., welche ausserdem noch durch eine excessive Harzabsonderung ihrer Knospen ausgezeichnet sind, so dass letztere wie in einer Harzmasse förmlich eingebettet liegen. Bei Abies nobilis Lindl. bemerkt man ferner die sonst nicht beobachtete Eigentümlichkeit, dass sich die Epidermiszellen der Schuppen-Unterseite bisweilen papillenartig ausstülpen.

Bezüglich des Baues und der Entwicklungsgeschichte der

Knospe lässt sich mit den Tannen und Fichten auch folgende Art zusammenstellen:

Tsuga Donglasii Carr. besitzt auf der Unterseite der Schuppen ebenfalls mechanisch verstärkte Epidermiszellen, welche eigentümlich gestaltet sind. Zwar sind sie ungefähr von gleicher Grösse, wie diejenigen unserer Picea excelsa; aber diejenigen Wände, welche nicht nach aussen liegen, sind ebenso dünn, wie die der angrenzenden Parenchymzellen. Nur die äussere Wandung zeigt eine gleichmässige Verstärkung, welche am Rande der Schuppe etwas schwächer ist, aber nach der Mitte hin über die Hälfte des ursprünglichen Zelllumens einnimmt. Während diese Epidermiszellen hell gelblich gefärbt bleiben, nehmen die verkorkenden Parenchymzellen eine sehr zarte, röthlich braune Färbung an.

Die Gattung Pinus.

Die Entwickelungsgeschichte der Knospen bei den Fichten und Tannen zeigte uns, wie von demselben Vegetationspunkt die Nadeln wie die Schuppen ausgingen. Etwas anders gestalten sich, wie bekannt, die Verhältnisse bei den Kiefern. Unterhalb des Stamm-Vegetationspunktes entsteht eine Protuberanz, welche in die Breite wachsend, bald den Stamm umgiebt; man erkennt leicht, dass dieses Organ eine Schuppe wird. Schon sehr früh entsteht in ihrer Axel ein neuer, secundärer Vegetationspunkt, welcher in ganz gleicher Weise nach und nach kleine Höcker ansetzt. Die ersten und äussersten derselben bilden sich zu denjenigen Tegmenten aus, welche die Scheide des Kurztriebes vorstellen. Die innersten sind die embryonalen Nadeln. Gleich anfangs entfalten jene jungen Hülltegmente ein schnelles Wachstum und greifen bald über die Spitze des jungen Kurztriebes herüber. Bei einzelnen Arten umgeben sie denselben auf allen Seiten dermassen, dass sie von den heranwachsenden Nadeln durchbrochen werden müssen. Ragen deren Spitzen erst hervor, so beginnen sie sogleich zu functioniren, da sich dann schon ihre Gefässbündel und Spaltöffnungen herangebildet haben. In die Deckschuppe, in deren Axel der Kurztrieb steht, tritt

gewöhnlich ein kleines, rudimentäres Gefässbündel ein, welches sich kurz über der Insertion verläuft. Bildet sich nun eine Winter-Knospe, so bleiben die jüngsten Kurztriebe auf embryonalem Zustande stehen, während die Deckschuppen, in deren Axeln sie inseriert sind, nach und nach weiter wachsen. Sie sklerotisieren ihre Epidermis-Membranen, überragen schliesslich die Spitze der Knospe und hüllen dieselbe als Knospenschuppen fest ein.

Pinus sylvestris L.

Die anatomische Untersuchung der Knospenschuppen lässt bei dieser species recht deutlich erkennen, wie die, zur Ernährung dienenden Gewebe dieser Organe auf einer niederen Stufe der Ausbildung stehen bleiben. In die Schuppe tritt nämlich ein kleines, sehr rudimentäres Gefässbündel ein, dessen Verlauf kurz über der Insertion sein Ende erreicht. Die Parenchymzellen im oberen Teil sterben frühzeitig ab, am Grunde der Schuppe aber sind die Zellen noch lebensfähig und enthalten Chlorophyll. Die auffallendste Eigentümlichkeit ist auch in diesen Tegmenten die sklerotische Verstärkung der Epidermiszellwände. Die Membranverdickungen überschreiten selten die Hälfte des ursprünglichen Zelllumens: sie erstrecken sich nicht nur auf die Aussen- sondern auch auf die Seitenwände der Oberhautzelle. Die subepidermalen Zellen besitzen in der Regel zarte Zellhäute.

Pinus mughus Scop.

Die Epidermiszellwände, besonders die äusseren, verdicken sich dermassen, dass das Zelllumen auf ein Minimum herabsinkt. Auch das, unter der Oberhaut liegende Gewebe verstärkt in etwas geringerem Grade seine Membranen. Die Knospe sondert sehr grosse Massen von Harz ab, mit welchem die Schuppen fest verklebt werden: es kommen regelmässig in jeder derselben zwei Harzgänge vor.

P. laricio L.

Die verschiedenen Varietäten der Swarzkiefer stimmen in dem Bau ihrer Schuppen nicht durchgehends überein, ja es treten sogar nicht unbedeutende Abweichungen auf.

Bei P. laricio var. nigricans Host. erreicht die Slerotisierung der Zellwände einen ziemlich hohen Grad. Nicht nur die Epidermis, sondern auch der grösste Theil der unter ihr liegenden Zellschichten wird mechanisch verstärkt. Die Wandverdickung geschieht auf allen Seiten der Zelle ziemlich gleichmässig. Sodann wird die stark geschichtete Membran mit Poren durchsetzt, welche sich häufig verzweigen und bei ihrer Einmündung in das Zelllumen erweitern, so dass die Wandung polsterartig erscheint. In den epidermalen Zellen sind die Poren in geringerer Anzahl vorhanden. Diese sklerotischen Elemente sind etwa 6—8 mal so lang wie breit und besitzen gerade oder schief gestellte Querwände; sie schliessen nicht fest aneiander, sondern lassen kleine Intercellular-Räume zwischen sich.

P. laricio var. tenuifolia. Die Epidermiszellen sind nicht auf allen Seiten gleichmässig, sondern nach aussen hin mehr verstärkt. Das unter ihnen liegende Zellgewebe verdickt seine Membranen nur unbedeutend; beim Absterben der Zelle erscheinen sie wie zusammengepresst.

Pinus Jeffreyi Murr und sabiniana Dougl.

(Fig. 7.)

Die kleinzellige Epidermis, sowie zwei bis drei subepidermale Zellschichten werden sklerotisiert. Das übrige Parenchym der Schuppe hat nur dünnwandige Zellen, welche sehr frühzeitig verkorken.

Pinus cembra L.

Die Sklerotisierung beschränkt sich nur auf die Oberhautzellen. Die Aussenwand derselben verdickt sich häufig derartig, dass der ganze Zellraum ausgefüllt wird. Die subepidermalen Zellen enthalten oft einen gelbroten Inhalt, der in Alkohol nicht ganz unlöslich ist. Mitunter kommt es vor, dass auf der Unterseite der Schuppe die Epidermiszellen zu kurzen Haaren auswachsen, welche durch eine Querwand zweizellig werden.

Pinus strobus L und P, excelsa Wall.

Wie die Systematik diese beiden species mit der Zirbelkiefer zusammenstellt, stimmen diese Arten auch in dem Bau

ihrer Knospenschuppen annähernd überein. Abweichungen kommen eigentlich nur betreffs der Epidermis-Verstärkungen vor, welche bei P. excelsa am geringsten ist. Bei letzterer fehlen auch gänzlich die papillenartigen Haarbildungen auf der Schuppen-Unterseite, während sie bei P. strobus noch vereinzelt anzutreffen sind.

Pinus pinaster Sol. P. halepensis Mill. (Fig. 8.) P. Paroliniana Webb. P. pinea L. u. P. madeirensis Tenore.

Bei diesen Arten ist die Epidermis der Knospentegmente dadurch ausgezeichnet, dass sie aus verhältnissmässig kleinen Zellen besteht, deren Membranen eine sehr unbedeutende Verdickung eingehen. Bei P. pinaster erstreckt sich dieselbe blos auf die Aussenwand. Die Oberhautzellen der übrigen zeigen eine ähnliche Beschaffenheit, wie sie für diejenigen der Picea orientalis angegeben wurde. Im oberen Teil der Schuppen macht sich eine starke Verkorkung geltend.

P. canariensis Smith.

Die Schuppe wird von einem Gefässbündel fast ganz durchzogen, während dasselbe bei den übrigen Arten kurz über der Insertion verschwindet. Der grösste Teil des Tegmentes besitzt noch chlorophyllhaltige Zellen; die Verkorkung beschränkt sich nur auf die Spitze. Eine Verstärkung der Epidermis tritt nicht nur auf der Unterseite, sondern auch auf der Oberseite der Schuppe auf; sie ist zwar mässig, ergreift aber nicht selten die subepidermalen Zellen.

Cedrus Libani. L.

Die Entwicklungsgeschichte der Knospe schliesst sich an diejenige der Fichten an, nur sind die Schuppen viel kleiner und werden nicht in so reichlichem Masse entwickelt. Aehnlich wie bei Picea excelsa findet eine, wenn auch geringe Hervorwucherung der Schuppen-Insertion statt, so dass der Vegetationskegel eingesenkt erscheint. Abweichend von der Fichte, lösen sich hier die embryonalen Laubblätter von demselben sogleich

ab und ragen in der Knospenhülle bald über den Vegetationspunkt hinweg. Auf die Laubblätter folgen nach einigen Zwischenformen die äussersten Organe der Knospe, welche nur zu kleinen Schüppchen auswachsen.

Die Epidermis der Deckschuppen ist dadurch bemerkenswert, dass die Zellen derselben kurz und etwas unregelmässig gestaltet sind. Sie erinnern, hinsichtlich der Wandverdickung, an diejenigen der Schuppen von den Kiefern des Mittel-Meer-Gebietes; doch sind die Zellen grösser. Schon in den äussersten Tegmenten treten kleine Gefässbündel auf, welche in den inneren Schuppen auf einer höheren Stufe der Ausbildung stehen.

Cedrus deodara verhält sich fast genau so wie die Libanon-Ceder.

Larix sibirica Ledeb.

In dem Entwickelungsgang der Knospe gleicht diese ungefähr der vorigen Art. Die Schuppen sind dadurch bemerkenswert, dass die Epidermis sich am Rande in Haare ausstülpt, welche verhältnissmässig lang sind und bisweilen einen dichten Filz bilden; sie sind gewöhnlich einzellig und unverzweigt. Die Epidermiszellen der Unterseite sind etwa sechsmal so lang als breit, und nur ihre Aussenwände sind stark verdickt und sklerotisiert. Die subepidermalen, dünnwandigen Zellen nehmen bald eine korkartige Beschaffenheit an und sind meist mit harzigen Substanzen angefüllt. Die inneren Schuppen verlieren den lamellösen Rand und die Membranverstärkung der unteren Epidermis, wogegen in ihren Parenchymzellen Chlorophyll erscheint. Aehnlich wie bei den Fichten treten in den hervorgewucherten Ringwall der Schuppen-Insertion Gefässbündel ein, welche aber selten in die äussersten Tegmente eindringen.

Larix europaea zeigt ähnliche Verhältnisse; nur ist die Sklerotisierung der Epidermiszellwände eine schwächere.

Gingko Biloba L.

Schon äusserlich bemerkt man unter den Schuppen eine förmliche Stufenreihe von Formen, welche den Uebergang

zwischen Blatt und Knospenschuppe vermitteln. Das Zellgewebe an ihrer Insertion wuchert wenig oder garnicht hervor, so dass also der Vegetationskegel nicht etwa wie bei den Tannen und Fichten eingesenkt erscheint. Die als Vorsprünge entstehenden Blätter lösen sich von demselben sogleich ab und entwickeln alsdann ihre Spreite dadurch, dass sich das Gewebe an der Spitze infolge des überwiegenden Wachstums der Seitenteile einbuchtet. Die beiden Ausbuchtungen biegen dann an beiden Rändern um und rollen sich im weiteren Verlauf des Wachstums spiralig ein. Später bei der Entfaltung breitet das Blatt seine Spreite nach beiden Seiten hin auseinander.

Bei den inneren Schuppen, welche ebenfalls als Vorsprünge entstehen, tritt jener Vorgang auch auf. Aber allmählig hört die weitere Ausbildung auf, und die Blattspreiten verkümmern, sind indessen noch mit blossem Auge sichtbar. Auch bei den äussersten kann man an der vertrockneten Spitze die beiden Ausbuchtungen als Anhängsel mikroskopisch deutlich erkennen, welche als Rudimente auf eine unvollendet gebliebene Spreitenentwickelung hindeuten. Dafür hat sich aber der herangewachsene Blattstiel schuppenförmig ausgebildet, während er bei jenen, wo die Spreite etwas mehr entwickelt wird, schmäler ist und, mit einem lamellösen Rande versehen, sich emporwölbt.

Das erste Tegment entsteht gegenüber vom Tragblatt, das zweite demselben genähert; sie wachsen beim Aufbrechen der Knospe noch etwas hervor; aber bald wird ihr Wachstum sistirt, und die Schuppe vertrocknet. Es tritt an ihrer Spitze eine Verkorkung ein, welche sich allmählig nach unten hin fortsetzt. Die inneren Tegmente dagegen, welche den Uebergang zu den Blättern bilden, erhalten sich noch längere Zeit hindurch.

Was zunächst die Epidermis der Knospentegmente anbetrifft, so besteht sie sowohl auf der Oberseite wie auf der Unterseite aus ganz dünnwandigen, parallelepipedischen Zellen. Sie wird auf der Unterseite der Schuppe von einer ziemlich starken Cuticula bedeckt, welche um den Rand herumläuft, und auf der Oberseite schwächer und schwächer wird. Die epidermalen und

subepidermalen Zellen verkorken sehr bald, wobei die Membranen stark zusammenschrumpfen.

In den Uebergangsformen, welche die rudimentäre Blattspreite erkennen lassen, ist die Cuticula schwächer.

Die subepidermalen Zellen sind schwach collenchymatisch verdickt und enthalten anfangs etwas Chlorophyll; in den Uebergangsformen bleiben diese Zellen länger erhalten.

In der Mitte der Schuppe findet sich ein Gefässbündel, dessen Xylem aus Zellen mit spiral-netzförmig verdickter Membran besteht. Diese Zellen sind gewöhnlich kurz; doch kommen auch längere, gefässähnliche Elemente vor. Besonders werden sie bei ihrem Eintritt in den Holzkörper des Stammes länger und gehen hier ganz allmählig in die, mit behöften Tüpfeln versehenen Tracheiden über. Die einzelnen Elemente des Gefässbündels der Schuppen zeigen keine regelmässige Anordnung, sondern liegen ungeordnet durcheinander. Der Phloem-Teil ist nur wenig entwickelt. Während wir nach diesen Daten das Gefässbündel als ein unvollkommen ausgebildetes bezeichnen können, finden wir im Blatt einen ganz anderen Bau. Hier sind, wie bekannt, zwei wohl entwickelte, vollständig getrennte Gefässbündel mit deutlichem Phloem und in Reihen angeordneten Tracheiden vorhanden.

Zwischen diesen beiden Extremen bieten sich in den Uebergangsschuppen vermittelnde Formen dar. In den Tegmenten mit rudimentärer Blattspreite lassen sich noch deutlich zwei, dicht zusammenliegende Gefässbündel erkennen; in den älteren Schuppen erscheinen sie mehr und mehr zusammengerückt, so dass schliesslich in den äussersten nur ein Strang vorhanden ist.

Das Gefässbündel liegt gewöhnlich unterhalb einer Luftspalte, welche sich parallel der Oberseite durch das Parenchym hinzieht. In den anliegenden Zellen befinden sich sehr häufig Krystall-Drusen von Kalkoxalat, die sonst in den übrigen vegetativen Teilen nur spärlich vorkommen.

Die, zum grossen Teil Luft enthaltenden Harzgänge liegen gewöhnlich unter der Epidermis der Blattunterseite und haben nicht immer eine symmetrische Anordnung. In der Regel

streben 2—4 Gänge in gleichen Abständen nach der Spitze hin, wo sie alsdann verschwinden. Es kommt auch vor, dass sie gewunden sind oder dicht zusammenliegen, so dass sie nur durch eine dünne Wand getrennt werden. Die Länge ist sehr schwankend: manchmal durchlaufen sie die ganze Schuppe; die kürzesten sind etwa dreimal so lang wie breit. Die Epithelzellen, sowie die Zellen in der Umgebung der Harzgänge sind mit harzigen Stoffen angefüllt.

Dammara Laurifolia Lindl.

Hinsichtlich der Entwickelungsgeschichte ist die eigentümliche Krümmung der Schuppe hervorzuheben. Die Knospe wird hier von einigen wenigen, aber stark gebauten Tegmenten umhüllt, welche die Form einer halbkugligen Schale haben und mit ihren oberen Rändern weit über die Spitze der Knospe herübergreifen. Der Vegetationskegel ist nicht eingesenkt, sondern wächst gleich über die ersten Schuppeninsertionen hervor.

Die Epidermiszellen der Knospentegmente sind klein, im Querschnitt fast viereckig und etwa 2—3½ mal so lang als breit; in den äussersten Tegmenten ist ihre Aussenwand auf der Schuppen-Unterseite etwas verdickt. Die Cuticula ist sehr dünn. Die Zellschichten unter der Epidermis sind durch ihren Harzreichtum ausgezeichnet, wodurch sie hell rötlich erscheinen. Bei Behandlung mit Kalilauge tritt diese Färbung noch deutlicher hervor, indem sie sich rotbraun und schliesslich dunkel grünlich färben. Was das übrige Grund-Parenchym anbetrifft, so sind seine Zellen mit Nährstoffen aller Art stark vollgepfropft. Ferner sind eigentümliche, für die Gattnng Dammara characteristische, mit stark verdickter Wandung versehene Zellen in sehr grosser Anzahl durch das ganze Parenchym hin zerstreut. Diese Zellen sind nicht abgerundet, sondern ganz unregelmässig ausgezackt; auch in der Grösse sind sie verschieden, man findet sie in allen Abstufungen. Bisweilen fehlen die Zacken, in welchem Falle die Zellen eine eckige Gestalt annehmen, oder sie erscheinen zusammengedrückt, von knieförmiger Gestalt u. s. w. Manche sind etwas langgestreckt, manche mehr rundlich. Die

starke Wandung zeigt eine deutliche Schichtung und ist mit einfachen, unverzweigten Poren durchsetzt. Durch diese Zellen, welche zwar auch im Grund-Parenchym des Stammes und in den Blättern vorkommen, aber nur sehr vereinzelt und lange nicht in so grosser Menge vorkommen, erlangen die Tegmente eine bedeutende Festigkeit.

In dem Parenchym finden sich ausserdem zahlreiche Harzgänge, welche in regelmässigen Abständen, mit den Gefässbündeln abwechselnd, die Schuppe durchziehen.

Die, in grosser Anzahl auftretenden Bündel verlaufen unter sich parallel und convergieren etwas, wenn sie sich der Spitze nähern. Sie durchziehen im Stamm erst noch eine bedeutende Strecke der Rinde und gehen dann ganz allmählig in den Holzkörper über. Das einzelne Gefässbündel setzt sich aus langgestreckten, trachealen Elementen und dünnwandigen Phloemzellen zusammen.

Sciadopitys verticillata Sieb. et Zucc.

Die Nadeln der Kurztriebe, welche bei dieser Art bekanntlich in einem vielgliedrigen Quirl zusammenstehen, sind in der Axel sehr kleiner, häutiger Deckschuppen inseriert. Letztere bilden, wenn die Blätter noch embryonal sind, die Knospendecke.

Während bei den bisher betrachteten Arten immer noch einige Aehnlichkeit zwischen Schuppe und Nadel stattfand, indem vermittelnde Formen zwischen beiden auftraten, liess sich dies alles bei Sciadopitys weniger konstatieren.

Ein Querschnitt durch die Nadel zeigt, wie bekannt, ungefähr einen lemniskatenförmigen Umriss mit einem regulären Gefässbündel in jedem Halbteil. Unter der Epidermis läuft ein Beleg von Bastzellen herum, welcher nur auf der unteren Rinne der Lemniskate unterbrochen ist, wo sich die von Papillen überragten Spaltöffnungen befinden.

Unter der Epidermis der flachen Deckschuppe, deren Zellen keine Wandverdickungen erkennen lassen, liegen zwar auch Bastzellen; aber auf der Innenseite der Schuppe wechseln sie

häufig mit dünnwandigen Zellen ab, während sie auf der Aussenseite die ganze Mitte freilassen. Die Parenchymzellen, welche häufig Chlorophyll enthalten, werden in der Mitte der Schuppe grosslumig. Es findet sich ferner ein kleines Gefässbündel, dessen Xylem-Teil aus einigen wenigen, ungeordnet liegenden Tracheiden besteht, und oberhalb eines Harzganges (morphologisch betrachtet) gelegen ist. In der Nadel dagegen finden wir viele Harzgänge, welche sich in gleichen Abständen von einander unter der Epidermis hinziehen. Zwischen Deckschuppe und Laubblatt schieben sich in grosser Anzahl Haare ein, welche unverzweigt sind, aber durch Querwände geteilt werden und oft Oeltröpfchen enthalten. Diese Haare sind also den Hüllschuppen physiologisch gleichwertig, welche bei den Pinus-Arten den Kurztrieb einhüllen.

Die Gattung Podocarpus.
P. salicifolia Kl. et K.

Die äussersten Knospenschuppen dieser Art erscheinen gegenüber den grossen und breiten Laubblättern sehr reduciert. Die innern und jüngeren Organe der Knospe werden indessen grösser und grösser, so dass wir schliesslich wieder eine ganze Reihe von Formen haben, welche den Uebergang von Schuppe zu Laubblatt vermitteln.

Wie die äussere Gestalt, so verhält sich auch der anatomische Bau. Die Epidermiszellen der Aussenseite von den Knospentegmenten zeigen eine nicht geringe Membranverdickung. Nicht bloss die Aussenwand, sondern auch die Radialwände sind da, wo sie auf jene treffen, verstärkt, so dass sie starken Pfeilern ähnlich die Aussenwand zu stützen scheinen. Auf der Innenseite der Schuppe ist die Aussenwand allein verdickt, wogegen hier hin und wieder subepidermale Bastzellen vorkommen, welche auf der Unterseite der Schuppe fehlen. Ferner bemerkt man unter der Epidermis einzelne Zellen mit rot gefärbtem Inhalt, welche den Schuppen ein rötlich schimmerndes Aussehen erteilen; der rote Farbstoff ist in Wasser und Alkohol löslich. Die Parenchymzellen enthalten häufig

Stärke und Chlorophyll; sie lassen oft Intercellular-Räume zwischen sich. Durch die Mitte der Schuppe läuft ein Gefässbündel, dessen Xylem aus Spiral- und Netzgefässen besteht und unter dessen Phloem ein Harzgang liegt. Oberhalb des Bündels (morphologisch betrachtet) zieht sich eine Reihe grosser, starker sklerotisierter Zellen parallel der oberen Epidermis hin. Ihre sehr verdickte Wandung ist deutlich concentrisch geschichtet und mit Porenkanälen durchsetzt. Sie sind etwa 2 bis 3 mal so lang als breit, während die subepidermalen Bastzellen sehr langgestreckt sind; auch haben letztere feinere Poren.

Die Zwischenformen, welche mehr und mehr den Blättern ähnlich werden, verlieren in demselben Masse die eben beschriebenen, specifischen Eigentümlichkeiten der Schuppe. Die Radialwände der Epidermiszellen werden einfach, die Zellen mit rot gefärbtem Inhalt verschwinden, und die starken, sklerotischen Zellen im Parenchym kommen nur noch vereinzelt vor. Erscheinen ferner in den Schuppen nur mitunter einzelne subepidermale Bastzellen, so bilden dieselben in den Blättern einen ganzen Beleg unter der Epidermis, welcher nur durch die Spaltöffnungen unterbrochen wird. Schliesslich erreicht noch die Ausbildung des Gefässbündels einen höheren Grad der Vollkommenheit, wobei am zartwandigen Phloemteil Bastzellen auftreten; auch mehren sich die Harzgänge um das Bündel herum.

Podocarpus coreana Sieb.

Diese species weicht von der vorigen dadurch ab, dass ihren Knospenschuppen die mechanisch verstärkten Elemente sowohl im Parenchym als auch unter der Epidermis gänzlich fehlen. Die Zellen der Oberhaut zeigen dagegen eine gleiche, wenn nicht stärkere Verdickung der Membranen.

Ebenso verhält sich P. chilina Rich. P. taxifolia H. B. K. und P. chinensis Wall.

P. macrophylla Don. tritt als vermittelnde Art auf, indem sich wohl im Parenchym der Knospenschuppen sklerotisierte Zellen vorfinden, aber lange nicht in so grosser Anzahl und

auch nicht von so bedeutender Wandstärke als wie bei P. salicifolia.

P. laeta Hoibr. Die ersten Organe der Knospe sind zwar schuppenartige Blättchen, differieren aber von den jüngsten Laubblättern fast nur durch ihre Gestalt; ihre Epidermiszellen haben nicht einmal schwach verdickte Wandungen.

Torreya grandis Fortune.

Diese Art, welche die Systematik in die Abteilung der Taxineen gestellt hat, bietet in der Ausbildung ihrer Knospenschuppen sehr interessante Verhältnisse dar. Die Blattknospe wird von mehreren starken Schuppen bekleidet, welche eine gewölbte Form haben. Das Auffallende an ihnen ist, dass wir in ihrer unteren (äusseren) Epidermis dieselben Elemente wiederfinden, welche wir bei den Fichten kennen gelernt baben. Diese Zellen, welche mit einer deutlich hervortretenden Calicula bedeckt sind, haben sklerotisierte, nach aussen stärker verdickte Membranen, welche eine zarte Schichtung erkennen lassen und mit Poren durchsetzt werden; sie laufen spitz zu, sind aber nur mässig lang. Die Zellen der oberen Epidermis sind dünnwandig wie die Parenchymzellen, von denen einige Chlorophyll enthalten. Die Mitte der Schuppe wird von einem, mit dünnwandigen Epithelzellen ausgestatteten Harzgang durchzogen, der dicht unter der Spitze endigt. Das Gefässbündel unter diesem Harzgang erscheint sehr reduciert.

Die inneren Schuppen bilden sich in etwas anderer Weise aus. Zunächst werden sie allmählig grösser, verlieren ihre Wölbung und sind biegsamer. Die Epidermiszellen der Schuppen-Unterseite erhalten eine schwache und auf allen Seiten gleichmässige Wandverdickung. Die Epidermis der Oberseite besitzt auch hier wie das Parenchym dünnwandige Zellen.

Dieser Unterschied der inneren und äusseren Schuppen in der Ausbildung der Epidermiszellen tritt nicht plötzlich auf, sondern wird, wie dies gewöhnlich der Fall ist, durch allmählige Abstufungen vermittelt. Umgekehrt dagegen verhält es sich mit dem Auftreten der Gefässbündel, welche um so entwickelter

erscheinen, je weniger die Epidermis verstärkt wird. Dieser Gefässstrang liegt immer oberhalb eines Harzganges, welcher konstant bei allen Organen erscheint.

Diese inneren Schuppen bleiben auf dem beschriebenen Stadium der Entwicklung stehen und fallen nach der Entfaltung der Knospe ab, während die jungen, in ihrem anatomischen Bau anfangs ganz ähnlichen Blätter erst im weiteren Verlauf des Wachstums ihre Epidermiszellen, Gefässbündel u. s. w. in der den Coniferen dieser Gattung eigenen Weise fortbilden.

Die Epidermiszellen wachsen dann mit gehörigen Unterbrechungen für die Spaltöffnungen auf der Blattober- wie Unterseite zu bastähnlichen Elementen aus, welche im Querschnitt rund sind und sich schon dadurch von den sklerotischen, eine ununterbrochene Schutzwand bildenden Zellen der äusseren Knospenschuppen unterscheiden.

Torreya nucifera Sieb. et Zucc. bietet genau dieselben Verhältnisse wie T. grandis dar. Ein kleiner Unterschied besteht in den Epidermiszellen der Knospenschuppen beider darin, dass sie bei dieser Art gleichmässig verdickte Wandungen haben.

Taxus baccata L.

Die überwinternde Knospe wird nur von einigen wenigen, rudimentären Schüppchen umgeben, welche in ihren ersten Entwicklungsstadien den Blättern gleichen.

Was die Epidermis dieser Schuppen betrifft, so enthält sie einfache Zellen ohne Membranverdickung; sie wird aber von einer gelb gefärbten Cuticula bedeckt, welche auf der Innenseite der Schuppe dünner und fast durchsichtig ist. Unter der Epidermis und im Parenchym erscheinen hin und wieder Bastzellen. Das Chlorophyll in den Parenchymzellen ist zersetzt, wenn die Knospe dem Lichte und atmosphärischen Einflüssen ausgesetzt ist. In diesem Falle findet man Spaltöffnungen gewöhnlich nur auf der Oberseite der Schuppe, welche der Stammaxe zugekehrt ist. Wenn dagegen die Knospe dem Erdboden zugewendet und vom Tragblatt mehr geschützt ist, erhält sich das Blattgrün bedeutend länger, und man findet dann die Spalt-

öffnungen nicht nur auf der Oberseite, sondern auch auf der Unterseite der Schuppe. Die subepidermalen Parenchymzellen sind in den äussersten Organen der Knospe meist rundlich; dagegen strecken sie sich unter der oberen Epidermis der inneren und später entstehenden, so dass sie allmählig den Pallisadenzellen ähnlich werden. In jeder Schuppe kommt ein Gefässbündel vor, dessen Xylem aus Zellen mit spiralnetzförmig verdickter Wandung besteht. Harzgänge erscheinen nur selten.

Nach der Entfaltung der Knospe ordnen sich die Blätter zweizeilig, ähnlich einer Feder an, wobei sich immer die Xylem-Seite, auf welcher auch die Pallisadenzellen liegen, nach oben, dem Lichte zuwendet. Demnach wird bei denjenigen Blättern, welche auf der Lichtseite des Stammes entstehen, eine Drehung an ihrer Insertion eintreten, während bei den entgegengesetzten, auf der Schattenseite entspringenden eine Seitwärtsschiebung erfolgt. Zwischen den Laubblättern und den Schuppen, bei welchen wegen ihrer breiten Insertion eine Drehung nicht möglich ist und die später ganz verkümmern, findet man Formen, welche eine weniger grosse Drehung ausführen und welche auch ihren anatomischen Bau nach die Mitte halten. Auf ihrer Xylem-Seite verschwinden die Spaltöffnungen, welche nun auf der entgegengesetzten Seite sich mehren, und die länglichen, subepidermalen Parenchymzellen bilden sich mehr und mehr zum vollständigen Pallisadengewebe aus.

Aehnliche Verhältnisse finden wir bei Sequoia sempervirens und Promnopitys elegans.

Cephalotaxus drupaca Sieb. et Zucc.

Die Epidermiszellen der kleinen, schuppenförmigen Blätter besitzen eine stärkere Aussenwand als die von Taxus baccata. Es treten hier auch die subepidermalen Bastzellen häufiger auf, und das Gefässbündel liegt oberhalb eines centralen Harzganges, ähnlich wie bei Podocarpus. Dasselbe gilt auch von C. Fortunei Hook.

Araucaria Bidwilli. Hook.

Mit dieser Gattung kommen wir zu denjenigen Coniferen, welche überhaupt keine Knospen zur Ueberdauerung einer ungünstigen Jahreszeit bilden. A. Bidwilli schliesst sich noch in sofern an die Taxineen an, als die ersten Blätter eines jungen Triebes klein und schmal bleiben. Es sind in des Wortes eigentlichster Bedeutung verkümmerte Laubblätter. Die jüngsten Producte des Vegetationspunktes werden immer von den älteren Blättern dadurch geschützt, dass diese dicht zusammenstehen und sie mit ihren Blattspreiten vollständig einhüllen. Auf jene verkümmerten Blätter folgen andere, welche etwas grösser werden, und erst nach und nach solche, die ihre volle typische Grösse und Gestalt erreichen. Untersucht man nun den anatomischen Bau jener schuppenartigen Blätter, so findet man, dass sie fast in allen Punkten mit den normal ausgewachsenen übereinstimmen. Die Epidermis zeigt ganz jenen Bau der normal ausgebildeten Laubblätter, für welche die subepidermalen Bastzellen characteristisch sind. Es sind wie bei den eigentlichen Blättern mehrere Gefässbündel vorhanden, die in der Regel mit Harzgängen abwechseln. Zwischen den Parenchymzellen, welche mit Chlorophyllkörnern stark vollgepfropft sind, und zahlreiche Intercellular-Räume zwischen sich lassen, finden sich häufig grössere, starkwandige Zellen von unregelmässiger Gestalt. Dieselben zeichnen sich dadurch aus, dass sich in ihrer, mit spaltenförmigen Poren durchsetzten Membran kleine Krystalle von Kalkoxalat abgelagert haben. Diese Zellen sind in den kleinen Schuppenblättern zahlreicher anzutreffen als in den übrigen vegetativen Organen.

Was die übrigen Araucarien anbetrifft, so bilden sie die ersten Laubblätter der neuen Vegetationsperiode ebenso wie die späteren aus.

Wie A. Bidwilli verhält sich:

Cunninghamia sinensis R. Br.

Unter der Epidermis liegen langgestreckte Bastzellen, welche auch zerstreut im Parenchym vorkommen. Es findet sich nur

ein centrales, wohl ausgebildetes Gefässbündel, welches sich oberhalb eines grossen Harzganges hinzieht.

Zu den Araucarien können wir die noch übrigen Coniferen wie Thuja, Thujopsis Biota u. s. w. stellen, insofern, als es bei ihnen ebenfalls nicht zur Knospenbildung kommt. Die Vegetationsperiode beginnt bei den Cupressineen sofort mit der Bildung von Laubblättern und hört auch mit einer solchen auf, wobei die jungen Organe immer von den anliegenden, älteren geschützt werden.

Fassen wir nun die Einzelheiten, wie sie sich durch die, an den verschiedenen Arten ausgeführten Untersuchungen herausgestellt haben, zusammen, so ergeben sich folgende Resultate:

Der weitaus grösste Teil der Coniferen bedeckt die jungen, embryonalen Triebe mit Knospenschuppen, welche auf ihrer Unterseite eine sehr widerstandsfähige Epidermis ausbilden. Dieselbe ist gewöhnlich aus sklerotisierten, länglichen Zellen zusammengesetzt, deren nach aussen gerichtete Wand stärker als die übrigen verdickt ist und eine sehr deutliche Schichtung zeigt. Es sind diese sklerenchymatischen Epidermiszellen meist mit spaltenförmigen, an ihrer Mündung breiter werdenden Poren versehen und mit einer dünnen, zarten Cuticula bedeckt. Das Zelllumen ist wegen der relativ starken Sklerotisierung der Zellwände ein sehr geringes und verschwindet in einzelnen Fällen fast ganz.

Mit diesen Daten haben wir das allgemeine Characteristicum für die Epidermis der Schuppen-Unterseite bei den Gattungen: Picea, Abies, Tsuga, Pinus, Cedrus, Larix und Torreya.

Im einzelnen können nun verschiedene Modifikationen auftreten: Zunächst ist die Grösse und Breite der Oberhautzellen sehr schwankend. Den niedrigsten Grad hierin erreicht Picea orientalis Carr., deren Zellen im Verhältniss zu denjenigen von Picea excelsa Lk. etwa ein Drittel so lang und breit sind; fast ebenso verhält es sich bei den Pinus-Arten mit P. madeirensis Tenore und P. pinaster Sol. Ferner kann die Sklerotisierung der Zellen eine sehr verschiedene Form annehmen.

Die allgemeinste Art ist die, dass sich die Verdickung der Aussenwand keilförmig auf die radialen Seitenwände überträgt, und dies bisweilen in dem Masse, dass diese Radialwände zusammenstossen. Die Wandungen können sodann auf allen Seiten gleich stark verdickt sein wie bei Abies Nordmanniana Spach und Abis pinsapo Boiss. In der Gattung Pinus kommt dies auch vor z. B. bei P. laricio und bei den Cedern. Ein anderer Fall ist der, dass die Sklerotisierung nur die Aussenwand der Zelle ergreift, während die übrigen Wandungen unverdickt bleiben. Hier ist in erster Linie Larix sibirica Ledeb. und Tsuga Donglasii Carr. zu erwähnen, bei denen die Mächtigkeit dieser Verstärkung einen sehr hohen Grad erreicht. Den Gegensatz dazu bilden Abies cephalonica Loud. und Abies Webbiana Lindl. wo dies nur in sehr geringem Masse stattfindet. Endlich kann, was allerdings selten auftritt, die Membran gänzlich unverdickt bleiben wie bei Abies sibirica Ledeb. und Tsuga canadensis Dougl.

Die Epidermis der Schuppen-Oberseite setzt sich nur aus dünnwandigen Elementen zusammen, ausgenommen bei Pinus canariensis Smith, wo sich auch in diesen Zellen eine schwache Verstärkung der Membranen bemerkbar macht.

Die Cuticula ist sehr zart und dünn, ausser bei Abies sibirica Ledeb., wo sie etwas stärker ist.

Spaltöffnungen fehlen den Schuppen gänzlich.

Bei dreien der untersuchten Arten, bei P. cembra L, P. strobus L und Abies nobilis Lindl. kommt es vor, dass auf der Unterseite der Schuppen die Epidermiszellen bisweilen zu kurzen, papillenartigen Haaren auswachsen, welche durch eine Querwand zweizellig werden können.

Das Grund-Parenchym der Schuppen verhält sich im allgemeinen ebenso wie die Epidermis, d. h. seine Zellen können entweder eine mechanische Verstärkung erleiden oder dünnwandig bleiben. Im ersteren Falle ergreift die Sklerotisierung von der Epidermis der Unterseite aus allmählig das innere Gewebe, wobei man alsdann die Zellen nur noch genetisch als Parenchymzellen betrachten kann. Im letzteren Falle verkorkt

das Parenchym sehr bald, und zwar erstreckt sich die Verkorkung meistens nur auf den mittleren und oberen Teil der Schuppe. Der untere Teil enthält noch lebensfähige Zellen. Nur die äussersten Tegmente sind in der Regel vollständig abgestorben, die innersten dagegen, welche erst im Frühjahr fertig ausgebildet werden, enthalten zarte, rundliche Parenchymzellen, die häufig auseinanderweichen und Intercellular-Räume entstehen lassen.

Darauf, dass die Schuppen an ihrer Basis lebende Zellen besitzen, beruht ihr Hervorwachsen im Frühling. Durch dieses Verhalten bleibt der junge, schon im Treiben begriffene Trieb noch länger unter seiner schützenden Decke, die sonst bald durchbrochen sein würde.

Sehr häufig findet man, wie z. B. bei Picea excelsa var. medioxima, Picea rubra Lk., Abies concolor Lindl. ferner bei Pinus sabiniana Dougl., dass ausser der Epidermis auch die angrenzende Zellschicht sklerotische Wandungen hat, während das übrige Grundgewebe sich aus dünnwandigen, aber frühzeitig absterbenden oder verkorkenden Zellen zusammensetzt. Die subepidermalen Sklerenchym-Zellen können vermehrt werden, so dass schliesslich fast das ganze Parenchym mechanisch verstärkt wird; eine solche anatomische Beschaffenheit zeigen die Schuppen von Picea obovata Ledeb., Picea alba Lk., Pinus mughus Scop., Pinus laricio var. nigricans und Pinus Jeffreyi Murr.

Chlorophyll kann in jeder noch lebensfähigen Parenchymzelle vorkommen; nur in den Schuppen der Rottannen fehlt es regelmässig.

Was die Gefässbündel anbetrifft, so fehlen sie entweder, oder endigen kurz über der Insertion; selten durchziehen sie die ganze Knospenschuppe. Man kann sie als rudimentär bezeichnen, da das Phloem nur sehr gering entwickelt ist und sich von dem angrenzenden Grund-Parenchym schwer unterscheiden lässt; ausserdem besteht auch das Xylem nur aus einigen wenigen Zellen, welche mit spiral-netzförmig verdickter Membran ausgestattet sind und keine regelmässige Anordnung zeigen.

Die Harzgänge liegen symmetrisch, je einer rechts und links vom Gefässbündel; doch können sie auch fehlen. Bei Abies balsamea Lindl. kommen sie ganz unregelmässig im Grund-Parenchym der Schuppe zerstreut vor und zeichnen sich hier durch ihre Grösse aus. Das Epithel besteht aus Zellen mit stärkeren oder dünneren Membranen.

Die bisher erwähnten Arten haben mit einigen Ausnahmen eine durch Sklerose verstärkte Epidermis. Indessen ist dies unter den Coniferen nicht allgemein verbreitet: eine nicht geringe Anzahl bringt Knospen hervor, deren Schuppen eine einfache Oberhaut besitzen. Zwar finden wir noch eine Membranverdickung der Zellaussenwand bei Cephalotaxus und einigen Podocarpeen, welche jedoch nicht eigentlich sklerotischer Art ist, da die starke Schichtung fehlt. Bei Podocarpus salicifolia Kl. et K. zeigt sich ausserdem die Eigentümlichkeit, dass sich auch die Seitenwände keilförmig verdicken; andere Arten dieser Gattung weisen dies aber nicht auf. Die noch übrigen Coniferen besitzen Schuppen, deren Epidermis aus einfachen Zellen ohne Membranverdickung zusammengesetzt ist. Dieselben sind gewöhnlich 2 bis $2^1/_2$ mal so lang als breit mit graden oder schiefgestellten Querwänden.

Die Cuticula ist gewöhnlich sehr dünn, kann aber auch stärker werden wie z. B. bei Gingko Biloba, wo sie in den äusseren Knospenschuppen eine nicht unbeträchtliche Dicke erlangt.

Das Vorkommen von Spaltöffnungen liess sich bloss bei den Taxineen konstatieren, wo dieselben auf beiden Seiten der Schuppe gebildet werden können. Hin und wieder liegen unter der Epidermis Bastzellen, bei Sciadopitys sogar in nicht geringer Menge, während sie bei Gingko, einigen Podocarpeen u. A. gänzlich fehlen.

Das Grund-Parenchym enthält meist Stärke und Chlorophyllkörner. Höchst merkwürdig ist das Grundgewebe bei Dammera laurifolia Lindl. und Podocarpus salicifolia Kl. et K. Es ist bei ersterer durch das Vorkommen von Sklerenchymzellen ausgezeichnet, welche in grosser Anzahl unter den Parenchym-

zellen zerstreut liegen; bei der letzteren Art bilden diese Zellen oberhalb des Gefässbündels eine mehr oder weniger unterbrochene Schicht, die parallel der Blattoberseite ist. Bei Dammara sind die Sklerenchymzellen ausgezackt, bei Podocarpus mehr rundlich; immer aber lässt ihre, mit Poren durchsetzte Membran eine deutliche Schichtung erkennen.

Die Gefässbündel weichen nicht wesentlich von denjenigen ab, welche wir schon in den Schuppen mit sklerotischer Epidermis kennen gelernt haben. Nur das ist für sie characteristisch, dass sie meist oberhalb (morphologisch betrachtet) eines Harzganges liegen, ausgenommen bei Gingko Biloba und Dammara laurifolia Lindl., deren Schuppen mehr als ein Gefässbündel besitzen. Bei der ersteren erscheint nämlich in den inneren Tegmenten das Gefässbündel deutlich in zwei Stränge zerteilt, wobei mehrere Harzgänge in symmetrischer Anordnung vorkommen können. Die zweite Art, Dammara laurifolia, hat Knospenschuppen, in denen sehr viele Gefässbündel vorhanden sind. Mit diesen wechseln die Harzgänge ab, so dass also zwischen zwei Bündeln ein Harzgang gelegen ist.

Schliesslich sind noch diejenigen Coniferen zu erwähnen, welche zwar keine Knospen bilden, aber die Vegetationsperiode mit der Entwicklung schuppenartiger Blätter beginnen. Dies ist z. B. Araucaria Bidwilli und Cunninghamia sinensis. Bei diesen tritt der anatomische Bau der normalen Laubblätter in jenen schuppigen Organen nur in rudimentärer Form auf d. h. ihr Gewebe gleicht demjenigen der Laubblätter, gelangt aber nicht zu derselben Ausbildung, sondern bleibt in seinem unentwickelten Stadium bestehen. Diese beiden Arten bilden gewissermassen den Uebergang zu denjenigen Gattungen, den Cupressineen u. s. w., welche gar keine Knospenschuppen producieren.

Es sei nun die Frage behandelt, ob eine Beziehung zwischen dem anatomischen Bau der Schuppen

nebst deren Anordnung in der Knospe und den klimatischen Verhältnissen des Standortes stattfinde.

Für die Dauer der rauhen oder trocknen Jahreszeit, in welcher die Lebensthätigkeit der Pflanze eingestellt wird, muss dieselbe darauf bedacht sein, zum Schutze des jungen Triebes eine geeignete Vorrichtung zu schaffen. In der Zeit der Vegetations-Ruhe schützt das pflanzliche Individuum seine jüngsten zartesten Teile, das Meristem der Knospen durch Deckschuppen. Wie uns die Anatomie zeigte, zeichnen sich dieselben ganz allgemein dadurch aus, dass ihre Unter- oder Aussenseite eine Epidermis besitzt, welche in den meisten Fällen aus ungewöhnlich starken Sklerenchymzellen zusammengesetzt ist; und nicht bloss die Epidermis, sondern auch die unter ihr liegenden Parenchymzellen werden oft mechanisch verstärkt. Am Rande sind diese Schuppen häufig in Haare ausgefranzt, und zwischen ihnen befinden sich Luftschichten, welche mit der Anzahl der Schuppen vermehrt werden. Neben der Sklerotisierung der Membranen tritt in den Schuppen nicht selten Verkorkung der Membranen auf.*) Ferner sondert die Knospe bisweilen grosse Massen von Harz ab, so dass die Schuppen nicht nur fest an einanderhaften, sondern auch von jenen Absonderungs-Producten vollständig bedeckt werden. — Dies sind im allgemeinen die Schutzmittel, welche die Pflanze zur Ueberdauerung anwendet. Werden dem jungen Triebe jene schützenden Organe entzogen, so geht er zu Grunde, wofern nicht die Pflanze einen Ersatz schaffen kann. Es geht dies aus folgenden Versuchen hervor: Anfangs März wurde einigen starken Blattknospen von Picea excelsa Lk der grösste Teil ihrer Schuppen fortgenommen. Mitte April ergab die anatomische Untersuchung derjenigen Knospen, welche nicht abgestorben waren, folgende Ergebnisse: Die embryonalen Nadeln auf dem Vegetationskegel zeigten eigentümliche Falten, schienen aber sonst noch lebensfähig zu sein. Die innersten Knospenschuppen besassen auf ihrer Unter-

*) Anm. Die Membran wurde zwar durch conc. Schwefel-Säure verändert, aber keineswegs so wie reine Cellulose gelöst.

seite eine aus starken sklerenchymatischen Zellen bestehende Epidermis, während die Parenchymzellen bereits anfingen, sich zu bräunen. Bei normal wachsenden Knospen haben dieselben Schuppen zu derselben Zeit viel schwächer gebaute, fast zartwandige Zellen; welche ihre Membranen erst viel später verstärken, wenn bei beginnender Entfaltung der Knospe die äusseren Schuppen ausser Function treten.

Die inneren Schuppen sind also zu einer frühzeitigeren Entwicklung veranlasst worden. Andere Knospen, denen zu viel Schuppen abgenommen waren, gingen zu Grunde; die Epidermis der ihnen gelassenen Tegmente war wenig oder garnicht verstärkt worden.

Wie die sklerenchymatischen Verstärkungen wirken, bleibt indessen immer noch ungewiss, wenn man auch als sicher annehmen kann, dass sie gegen äussere, klimatische Einflüsse zu schützen haben. Leichter zu deuten sind dagegen die von der Knospe abgesonderten Harzmassen, sowie die Luftschichten, welche sich zwischen den Schuppen befinden: sie werden als schlechte Wärmeleiter den Zweck haben, bei Temperatur-Wechsel die Wärme resp. Kälte ganz allmählig auf die inneren Teile einwirken zu lassen. Es ist somit von vornherein zu erwarten, dass die Erzeugung und Ausbildung aller dieser Schutzvorrichtungen mit klimatischen Verhältnissen in Verbindung stehen. Ja man kann mitunter beobachten, und zwar an Pflanzen, welche sich zu acclimatisieren vermögen, dass sie den Entwicklungsgang derjenigen Organe, welche zum Schutz dienen, je nach den Umständen ändern können. Ein interessantes Beispiel hierfür bietet die in M. Amerika einheimische Abies balsamea dar, welche Knospen mit einer nicht unbedeutenden Anzahl Schuppen entwickelt. Im Herbst findet man nicht selten bei den, in Anlagen angeflanzten Exemplaren die inneren, noch nicht ganz ausgebildeten Tegmente anders als gewöhnlich weitergebildet: sie ergrünen, nehmen die Gestalt der oben beschriebenen Zwischenformen an und können, wenn die Differenzierung ihrer Anlagen noch nicht weit vorgeschritten war, zu Nadeln auswachsen. Ganz im Innern der Knospe werden

wieder häutige Schuppen erzeugt, welche wie die äussersten mit starken, sklerotisierten Epidermiszellen ausgerüstet werden. Sind nun solche Verhältnisse möglich, so kann man sich auch vorstellen, dass eine Art bei ihrem Vorrücken in kalte Gegenden die Knospenschuppen vermehrt und stärker ausbildet, um ihre jungen, überwinternden Triebe besser zu schützen.

Im allgemeinen kann man also sagen: die Schutzvorrichtungen der Knospen richten sich nach den Anforderungen der klimatischen Einflüsse. Die Richtigkeit dieses Satses wird noch mehr hervortreten, wenn wir neben dem anatomischen Bau und der Anordnung der Knospenschuppen auch die geographische Verbreitung in Betracht ziehen.

Für diese Vergleichung wird es am vorteilhaftesten sein, wenn wir die oben gewählten Abteilungen beibehalten und innerhalb derselben die einzelnen species mit einander vergleichen. Es würde nicht zweckmässig sein, die Knospentegmente einer Pinus-Art mit derjenigen einer Fichte neben ihren Beziehungen zu den klimatischen Verhältnissen ihres Standortes zu vergleichen, weil, wie wir oben gesehen haben, bei beiden die Entwicklung eine ganz verschiedene ist.

Die Rot- und Weisstannen.

Von den untersuchten species sind im europäischen Waldgebiet besonders zwei Arten sehr allgemein verbreitet: Picea excelsa Lk und Abies alba Mill (Abies pectinata D. C.). Die erstere steigt in den Alpen bis zu einer Höhe von 6000' und zieht sich von hier bis nach Skandinavien und selbst bis zur Halbinsel Kola hin; nach Osten reicht ihr Verbreitungsgebiet ungefähr bis nach Kasan. Abies alba Mill. dagegen erreicht in den Alpen nur eine Höhe von 4000', geht aber, besonders in Dalmatien, weiter nach Süden; auch in Italien findet sie sich. Im Norden überschreitet sie nicht den 51° N. B., während sie im Osten mit der Buchenzone gleichen Schritt hält. Gegen Temperatur-Wechsel ist sie sehr empfindlich und verliert bei uns häufig in Folge von Spätfrösten ihre Maitriebe.

Picea excelsa Lk dagegen leidet von den Temperatur-

schwankungen im Frühling weniger; sie ist der Abies alba Mill gegenüber durch folgende Einrichtungen im Vorteil: Die Knospe ist von einer bedeutend grösseren Anzahl Schuppen bedeckt, und diese selbst sind in Folge eines eigenartigen Baues und Sklerotisierens ihrer Epidermiszellen (auf der Blatt-Unterseite) mit einer viel stärkeren Schutzwand ausgerüstet (Vergl. d. Fig. 2 u. 6). Während sich ferner bei der Entfaltung der Knospe die äussersten Tegmente nach aussen umbiegen, wachsen die innersten an ihrem meristematischen Grunde noch nach; sie verlängern sich und verstärken dabei ihre, sonst zartwandige Epidermis. Da ihr oberer Theil kapuzenartig umgebogen ist, werden sie häufig von dem hervorbrechenden Trieb mit emporgehoben, so dass derselbe gleichsam wie mit einer Kappe bedeckt erscheint. Bei der Weisstanne zeigen zwar die innersten Knospenschuppen an ihrer Basis auch noch jenes Hervorwachsen, um den jungen Trieb länger zu schützen; aber sie werden von demselben gewöhnlich nicht abgerissen, sondern bleiben sitzen und sterben dann ab, in der Regel, ohne ihre aus dünnwandigen Zellen bestehende Epidermis verstärkt zu haben.

Weiter hinauf nach Norden und Nordosten wird unsere Fichte durch eine Varietät, Picea exelsa var. medioxima vertreten, welche sich vor der gewöhnlichen Art dadureh auszeichnet, dass auch die subepidermalen Zellen der Schuppen sklerotisiert werden. Im äussersten Norden Sibiriens finden wir die Picea obovata Ledeb. und an der Nordküste des Kontinents die Picea polita Carr., welche nach anderen Autoren nur klimatische Spielarten der Picea excelsa sein sollen. Die erstere geht bis zum 67° und am Jenissei sogar noch weiter: bis zum 69½° N. B. Im Vergleich mit unserer Fichte sind auch die Blattknospen dieser beiden Arten mit stärkeren Schutzvorrichtungen versehen: es ist fast das ganze subepidermale Gewebe der Knospenschuppen sklerenchymatisch verstärkt, wobei noch die ungewöhnliche Härte der Membranen auffällt. (Vergl. Fig. 1 u. 2.) Ausserdem ist die Anzahl der Tegmente eine etwas grössere als wie bei unserer Fichte. Die Weisstannen werden im

nördlichen Sibirien durch Abies sibirica Ledeb respräsentirt, welche am Jenissei nur den 67° erreicht, also um 2½° von der Picea obovata Ledeb. überholt wird. Dass sie soweit nach Norden vordringt, entspricht auch den Schutzvorrichtungen, welche sie für ihre jungen Triebe geschaffen hat. Die verhältnissmässig sehr kleine Knospe, welche von den älteren Blättern meist dicht verborgen wird, sondert ungewöhnlich grosse Quantitäten von Harz ab, welches die Knospenhülle förmlich als Mantel bedeckt. Die Epidermis der Schuppen ist durch Sklerose nur wenig oder garnicht verstärkt, wohl aber mit einer etwas dickeren Cuticula bedeckt. (S. Fig. 4.)

Wenn wir das Festland von Asien verlassen, so treffen wir zunächst auf den Kurilen und Nord-japanischen Inseln eine Tannenart, Abies firma Sieb. et Zucc., welche ziemlich widerstandsfähig ist. Daraufhin deuten auch die anatomischen Verhältnisse ihrer Knospendecke: die sklerotische Wandstärke der Schuppen-Oberhaut steht derjenigen unserer Fichte nur wenig nach; auch werden die Knospen mit einer grösseren Anzahl von Tegmenten bedeckt, als dies bei unserer Edeltanne geschieht.

Was nun die Arten N.-Amerikas betrifft, so befolgen auch diese eine gleiche Gesetzmässigkeit wie die Arten des europäischen Waldgebietes, dass nämlich die Ausbildung der Knospendecken mit der herrschenden Winterkälte parallel geht. Da ist vor allen Picea alba Lk. zu erwähnen, welche von den dortigen Nadelhölzern am weitesten nach Norden hinaufrückt. Ihre Wälder erstrecken sich in der Mitte des Kontinents ununterbrochen über 14 Breitegrade, vom 54°—68° N. B. In den Rocky-Mountains steigt sie bis zur alpinen Region hinauf. In der Ebene ist die Winterkälte dieser Tannenzone grossen Schwankungen unterworfen. In Uebereinstimmung mit diesen klimatischen Verhältnissen besitzt die Knospe nicht nur eine ungewöhnlich grosse Anzahl von Deckschuppen, sondern diese selbst sind auch in geeigneter Weise verstärkt: ähnlich wie bei Picea obovata ist fast das ganze Parenchym der Schuppe sklerotisiert worden. Auf nicht so hoher Stufe stehen die Schutzvorrich-

tungen der Knospen bei Picea rubra Lk. und Picea Engelmanni Engelm., in deren Schuppen nur die Epidermis und die ihr anliegenden Zellen durch Sklerose verstärkt werden. Die erstere, die rote Fichte, findet sich in Labrador, New Foundland und Nova Scotia, wo die langen Winter durch den nahen Golfstrom gemildert werden; trotzdem kommen in St. John immer noch beträchtliche Temperatur-Schwankungen vor. Ein ähnliches Klima wird die Picea Engelmanni zu ertragen haben, welche vorzugsweise die Ufer des Columbia bewohnt. Diesen beiden Arten kann man zwei andere gegenüberstellen, deren Knospen sich durch sklerotische Verstärkung der Schuppen wenig oder garnicht schützen. Es sind dies Picea nigra Lk. und Picea sitchensis Carr. Die schwarze Fichte, welche noch hin und wieder in N.-Foundland vorkommt, hat ihre eigentliche Verbreitungszone mehr in den östlichen Staaten von N.-Amerika, von Canada bis S. Carolina; die Anzahl ihrer Knospenschuppen ist nicht unbedeutend. Die andere species, Picea sitchensis Carr. welche hinsichtlich der Membranverdickungen der Epidermiszellen und der Anzahl der Schuppen auf der niedrigsten Stufe steht, bewohnt die Inseln Sitka, Vancouver und den Küstenstrich, welcher zwischen dem Cascaden-Geb. und dem stillen Ocean liegt. Der anatomische Bau ihrer Knospendecke entspricht vollständig den klimatischen Einflüssen, welche in jenem Gebiet herrschen. So ist z. B. die Durchschnittstemperatur von Sitka im Winter + 1 und im Sommer + 11°. Sobald man aber das Cascaden-Geb. überschritten hat, beginnt kontinentales Klima: in den Wäldern von Columbia sinkt das Thermometer zuweilen bis auf −27°. In allen Jahreszeiten ist oft die Temperatur einem raschen und excessiven Wechsel unterworfen, daher sahen wir auch, dass in den Schuppen von Picea Engelmanni eine starke Sklerose auftritt.

Von den untersuchten, amerikanischen Weisstannen lässt Abies concolor Lindl. die stärkste sklerotische Membranverdickung in ihren Knospendecken erkennen. (S. Fig. 5.) Sie bietet die Eigentümlichkeit, dass die, den Oberhautzellen angrenzenden, subepidermalen Zellen an der Verstärkung der Schuppe Teil

nehmen. Auf diese Weise gleicht Abies concolor Lindl. der Picea Engelmanni. Sie ist auf den Gebirgen N.-Mexicos, also auf den Rocky-Mountains, der S. Madré u. s. w. einheimisch. Besonders häufig ist sie in den Bergen von S. Fé, wo die Winter sehr streng und rauh sind. Einem ähnlichen Klima ist Abies nobilis Lindl. ausgesetzt, welche sich in den Bergen von Oregon und Californien und in den Shasta-Mountains in einer Höhe von 6—8000' finden soll. Diese Art schützt ihre jungen Triebe nicht durch Sklerotisierung der Zellhäute in den Schuppen, sondern durch massenhafte Ausscheidungen von Harz. Sie gleicht also der oben angeführten Abies sibirica Ledeb.

Wenn wir nun das Gebiet derjenigen Nadelhölzer betreten, welche ein wärmeres Klima beanspruchen, so haben wir in der neuen Welt Abies Fraseri Lindl. zu erwähnen, welche in N. und S. Carolina verbreitet ist. Von Abies nobilis Lindl. unterscheidet sie sich dadurch, dass die Harzabsonderung viel geringer ist; sonst fehlen den Zellen ihrer Knospenschuppen auch die Membranverdickungen. Dies entspricht der Verbreitung; denn die Staaten von N.-Carolina an gleichen in ihrer Temperatursphäre denen des südlichen Europas. Der Laubholzregion in den Black-Mountains, welche aus Eichen, Kastanien und Tulpenbäumen besteht, schliesst sich Abies Fraseri Lindl. unmittelbar an; in den höheren Stellen des Gebirges folgt auf diese dann die Picea nigra Lk., deren Knospendecke, wie erwähnt, aus einer nicht geringen, und im Vergleich mit jener Tanne jedenfalls grösseren Anzahl Schuppen zusammengesetzt ist. Mit Abies Fraseri Lindl. in eine Reihe zu stellen, ist Abies Webbiana Lindl., deren Vaterland der östliche Himalaya ist. Diese Tanne ist so empfindlich, dass sie nicht einmal das milde Klima des südlichen Englands erträgt.

Ein ähnliches Verhältniss in der Verminderung der Schutzvorrichtuugen der Knospe nach Süden zu haben wir auch in Europa. Schon ein Vergleich zwischen Picea excelsa Lk. und Abies alba Mill. ergab dies zur Genüge. Noch mehr aber tritt der Unterschied im Knospenbau der nördlichen und südlichen

Arten hervor, wenn wir die Tannen und Fichten des Mittelmeers zum Vedgleich mit heranziehen. Hinsichtlich ihrer Knospenhülle gleichen sie fast alle: Abies pinsapo Boiss. Abies cephalonica Loud., Abies Nordmanniana Spach. mehr oder minder unserer Abies alba Mill. Keine einzige von ihnen entwickelt eine so grosse Anzahl von Knospenschuppen noch eine solche Sklerose der Zellhäute in denselben, wie dies Picea excelsa Lk. thut. Am deutlichsten aber tritt uns die Gesetzmässigkeit, entgegen, wenn wir den anatomischen Bau der Knospendecke bei Picea orientalis berücksichtigen, welche in den Gebirgen Kl.-Asiens nur 4000' hoch steigt. Lassen wir die Ansicht einiger Autoren gelten, dass diese Art nur eine Varietät unserer Fichte ist, so hat die Knospe derselben durch den Einfluss des Klimas nicht nur den grössten Teil ihrer Schuppen eingebüsst, sondern auch diese selbst werden nur noch sehr wenig durch Sklerotisierung ihrer Epidermiszellen verstärkt. (Vergl. Fig. 1 u. 3.) Eine ähnliche Abänderung des Baues des Knospendecke kann auch durch Kultur erreicht werden, wie dies eine Garten-Varietät unserer Rottanne, Picea excelsa var. clanbrasiliana zeigt, welche in Bezug auf ihre Knospenhülle mit Picea orientalis auf gleicher Stufe steht.

Aus allen diesen Thatsachen können wir somit den Schluss ziehen, dass die Rot- und Weisstannen bei der Erzeugung und Ausbildung ihrer Knospenschuppen den klimatischen Verhältnissen ihres Standortes angepasst sind.

Die Gattung Pinus.

Die überwinternde Knospe wird nur von den Deckschuppen geschützt, welche dachziegelförmig übereinanderliegen. Die Hüllschuppen der Kurztriebe, welche erst bei der Entfaltung der Knospe als Scheide in Function treten, haben während der Ruheperiode nur meristematisches Gewebe. Die Fähigkeit der Knospendecke, die jungen, embryonalen Triebe mehr oder minder zu schützen, hängt also unter anderem von der Länge und Breite der Deckenschuppen ab. Wenn diese verhältnissmässig gross sind, können viele Knospenschuppen übereinander zu liegen kommen.

Wir haben oben gesehen, wie bei den Tannen und Fichten die Anzahl der Knospenschuppen, sowie die sklerenchymatischen Verstärkungen derselben eine gewisse Abhängigkeit von den klimatischen Einflüssen zeigen, denen die betreffende Pflanzen-Art ausgesetzt ist. Auch bei den Kiefern trifft dies, freilich mit einigen Modifikationen zu. Die Anzahl der übereinanderlagernden Schuppen scheint nämlich noch durch andere Umstände bedingt zu sein. Es sind nämlich die jungen Triebe von P. cembra L. nur von einer einschichtigen Knospendecke geschützt, während dieselbe bei P. pinea, halepensis u. s. w. mehrschichtig ist (wobei mit dem Ausdruck „Schichten" die übereinanderlagernden Schuppen bezeichnet werden sollen). Wie P. cembra L. verhalten sich noch einige andere Arten, welche merkwürdiger Weise mit dieser auch darin übereinstimmen, dass sie einen kalkigen oder sandigen Boden meiden. Ein solcher ist nun für Wasser sehr permeabel, also vorzugsweise trocken, und da er in vielen Fällen von Arten mit mehrschichtiger Knospendecke vorgezogen wird, könnte man leicht vermuten, dass dieselbe auch den Zweck hat, gegen eine allzu grosse Wasserverdunstung zu schützen. Diese Vermutung wird noch durch eine andere Thatsache gestützt: Die Pinus-Arten des Mittel-Meer-Gebietes, wo die Vegetations-Ruhe in der Regel durch Trockenheit hervorgerufen wird, haben sämmtlich Knospen mit mehr schichtiger Decke, deren Schuppen mit einer schwach sklerotisierten Epidermis ausgerüstet, aber im oberen und mittleren Teil stark verkorkt sind.

Schliesslich ist auch anatomisch auffällig, dass die Unterseite der Schuppen bei Pinus cembra mit papillenartigen Haaren besetzt ist, was sonst nur noch bei Pinus strobus L. vorkommt, wo aber diese Papillen in viel geringerer Anzahl vorhanden sind. Wir lassen indessen alle diese Fragen vorläufig noch unerörtert und umgehen dieselben indem wir nur diejenigen Arten mit einander vergleichen, welche einen analogen Knospenbau aufzuweisen haben.

Mit P. cembra L. lassen sich demnach P. strobus L. und P. excelsa Wall. zusammenstellen. Von diesen Arten ist die

Zirbelkiefer am widerstandsfähigsten; denn in den Alpen bildet dieselbe häufig die Baumgrenze, während sie in Sibirien den 66° N. B. erreicht. P. strobus findet sich in dem südlichen Canada sowie in den östlichen Staaten von N.-Amerika, beansprucht also ein gemässigteres Klima. P. excelsa Wall. endlich ist gegen Kälte sehr empfindlich: Im südlichen Himalaya, in der Gegend von Sikkim steigt sie nur bis zu einer Höhe von 10,000'. Der Verbreitung entsprechend ist die Epidermis der Knospenschuppen von P. cembra am stärksten sklerotisiert und bei P. excelsa am schwächsten.

Was nun die übrigen species betrifft, so ist in der alten Welt wohl P. mughus diejenige Art, welche für ihre jungen Triebe die stärste Knospendecke geschaffen hat. Dieselbe ist 5 -6 schichtig, und die einzelnen Schuppen sind nicht nur sehr mit Harz verklebt, sondern zeigen auch starke Membransklerotisierungen. Der Zwergkiefer nahe steht P. laricio var. nigricans Host. Die Zellen in ihren Schuppen sind zwar stärker sklerotisiert, aber die Knospe sondert geringere Quantitäten Harz ab. Diejenigen Varietäten der Schwarzkiefer, welche mehr die südlichen Gegenden bewohnen, haben eine schwächere Knospendecke. Ihnen schliesst sich P. sylvestris L. an, in deren Knospenschuppen das hypodermale Gewebe, sowie das Grund-Parenchym nur aus dünnwandigen Zellen besteht. Die geographische Verbreitung entspricht den Schutzvorrichtungen für die jungen Triebe. P. sylvestris bewoht im europäischen Waldgebiet die Ebene, während die beiden anderen Arten Gebirgspflanzen sind: so ist die Schwarzkiefer in Tyrol, Steiermark und Kärnthen sehr verbreitet, und P. mughus bildet in den europäischen Gebirgen gewöhnlich die Baumgrenze.

Die Knospen der Arten des Mittel-Meer-Gebietes werden durch Schuppen geschützt, deren Epidermis durch sklerenchymatische Verstärkungen wenig oder garnicht verstärkt wird. Pinus pinea L. kommt hierin unserer P. sylvestris noch am nächsten; aber diese hat eine 5-schichtige Knospendecke, während dieselbe bei der Pinie dreischichtig ist. Bei P. pinaster Sol. sind zwar 4 Schichten zu konstatieren, aber die stark ver-

korkten Schuppen besitzen eine, aus fast dünnwandigen Zellen bestehende Oberhaut. Diese Art bewohnt die sandigen und unfruchtbaren Küsten des westlichen Mittel-Meeres. P. madeirensis Sm, ferner P. halepensis Mill (S. Fig. 8.), welche in S.-Frankreich, Spanien, Sicilien u. s. w. vorkommt, und P. Paroliniana Webb., die sich in Calabrien, Cypern, Bittynien u. s. w. findet, haben fast durchweg eine zweischichtige Knospendecke, die aus Tegmenten mit schwach sklerotisierter Epidermis besteht.

In Asien treffen wir eine Kiefer an, P. Gerardiana Wall, welche hinsichtlich der Bedekung ihrer Knospen den Arten des Mittel-Meer-Gebietes gleicht; sie gedeiht nur im gemässigten Himalaya, wo sie eine Höhe von 10 500' nicht übersteigt.

Von den untersuchten, amerikanischen Arten sind die jungen Triebe der P. Jeffreyi Murr. dem Standort gemäss am stärksten geschützt. (S. Fig. 7.) Die Knospendecke ist 4—5 schichtig, und nicht nur die Epidermis der einzelnen Tegmente, sondern auch die subepidermalen Zelllagen sind sklerotisch verstärkt. Aehnlich ist es mit P. sabiniana Dougl. Sie kommen beide in sehr rauher Gegend vor und bilden häufig in den höheren Gebirgen Californiens und in den Rocky Moutains die Baumgrenze. In den östlichen Staaten von N. Amerika sind mehrere Kiefern einheimisch, welche sich ungefähr wie unsere P. sylvestris verhalten: es sind dies P. rigida Mill und P. serotina Michx; erstere in Maine, Vermont, N. Hampshire, letztere in Pennsylvanien und Carolina. Den Arten des Mittel-Meer-Gebietes gleicht P. insignis Dougl., welche im Küstengebiet Californiens sehr verbreitet ist, z. B. bei Monterey in einer Höhe von 200 - 300'.

Zum Schluss seien die noch übrigen Gattungen erwähnt, bei denen eine Beziehung des Baues ihrer Knospenschuppen zu den klimatischen Verhältnissen des Standortes aufzustellen, schwieriger ist; denn die einzelnen Gattungen nehmen kein so grosses Verbreitungs-Areal ein wie die Fichten und Kiefern. Ausserdem können, wie oben schon gesagt wurde, zwei Gattungen nicht verglichen werden, welche in ganz verschiedener Weise ihre Knospentegmente entwickeln und ausbilden.

Die Podocarpeen bedecken ihre Knospen meistens nur mit wenigen, kleinen Schüppchen, was aber immerhin ihrer Verbreitung entspricht, da sie fast sämmtlich ein feuchtes und wärmeres Klima beanspruchen. P. salicifolia Kl. et K., deren stärker gebaute Knospendecke durch eigentümliche Sklerenchymzellen bemerkenswert sind, steigt in den Anden von Columbia noch am höchsten. P. taxifolia erreicht in Peru nur eine Höhe von 5500', P. chinensis Wall. und P. macrophylla Don. gehen in Japan nicht über den 36° hinaus. Diese letzteren Arten besitzen alle nur unbedeutend entwickelte Knospenschuppen, welche keine Sklerenchymzellen enthalten.

An dieser Stelle sei es mir erlaubt, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Schwendener, unter dessen Leitung ich gearbeitet habe, für seine, mir stets in liebenswürdiger Weise erteilten Ratschläge, sowie für das, mir zur Verfügung gestellte Material meinen besten und aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Erklärung der Figuren.*)

Fig. 1. Querschnitt einer Knospenschuppe von Picea obovata Ledeb.
Fig. 2. „ „ „ „ Picea excelsa Lk.
Fig. 3. „ „ „ „ Picea orientalis Carr.
Fig. 4. „ „ „ „ Abies sibirica Ledeb.
Fig. 5. „ „ „ „ Abies concolor Lindl.
Fig. 6. „ „ „ „ Abies alba Mill.
Fig. 7. „ „ „ „ Pinus Jeffreyi Dougl.
Fig. 8. „ „ „ „ Pinus halepensis Mill.

*) Anm. Die Anwachszonen der Sklerenchymzellen sind durch Versehen des Lithographen misslungen.

Vergrösserung der anatomischen Zeichnungen: ca. 400.

Benutzte Literatur:

Griesebach: Vegetation der Erde.
Beinling: Ueber die geographische Verbreitung der Coniferen.

Thesen.

1. Die anatomischen Verhältnisse der Coniferen-Knospenschuppen sind im Sinne der Descendenz-Theorie zu deuten.
2. Die Entstehung der marinen Kalkablagerungen kann nicht ausschliesslich durch die Thätigkeit kalkabsondernder Organismen erklärt werden.
3. Die Merkmale der Monocotyledonen sind von denen der Dicotyledonen nicht scharf geschieden.

Vita.

Verfasser, geboren am 13. Dec. 1860 zu Berlin, evangelischer Confession, besuchte seit Michaelis 1871 das Andreas-Realgymnasium zu Berlin. Selbige Anstalt verliess er mit dem Zeugniss der Reife und bezog im October 1881 die hiesige Friedrich-Wilhelms-Universität. Hier hörte er während sechs Semester die Collegien der Herren Professoren: Ascherson, Dames, Dubois-Raimond, Eichler, Gabriel, Jessen, Helmholtz, Hettner, Hofmann, Kny, Michelet, Netto, Paulsen, Peters, Rammelsberg, Sell, Schwendener, Westermaier, Zeller. Michaelis 1884 ging er nach Greifswald und hörte während des Winters die Collegien der Herren Professoren: Gerstäcker, Limpricht, Schmitz und Schwanert.

Allen diesen hochverehrten Lehrern, besonders Herrn Professor Dr. Schwendener sagt er hiermit seinen verbindlichsten Dank.

LIBRARY

[redacted]

UNIVERSITY OF TORONTO

QK
495
C75G7

Grüss, Johannes
Die Knospenschuppen der Coniferen und deren Anpassung an Standort und Klima

BioMed

PLEASE DO NOT REMOVE
CARDS OR SLIPS FROM THIS POCKET

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

[119443]